

前川文夫*: 針葉樹類の系統分類大綱 (1)

Fumio MAEKAWA*: Phylogenetic considerations on conifer taxonomy (1)

緒 言 針葉樹類は二三のものを除けば所謂針葉を伴い、一見して他の群と区別ができる、その名の示す毬果 (cone) を作らぬものをも含めて取扱うことは古くから行われた。これは結果として此等の各種類が自ら自然群を形成していることを直観乃至直感がうまく擱んだものであつた。爾来この自然群の分類に当つてはいくつも見解なり分類系が発表されたが、それらについて一貫して云えることは裸子植物なる大群中にイチヨウ類やソテツ類と相伍して同格の位置付けが行われた上で事であつた。いいかえれば裸子植物を自然群とみとめ、その中により小さな群としての針葉樹類を認めたのである。それを *Coniferophyta* と呼ぼうと *Coniferales* といおうと、また *Coniferariae* でも *Coniferopsida* でも大した違いはない。Arnold (1948) はかかる見解をとらないで、裸子植物群を全く人為的のものとして排除している。私は葉類の解析から自然群の把握に入つて来たが、針葉樹類の葉が一見簡単であつても遽かに葉類を決定し難い点が多かつたので暫定的に *Acicula* の頭字をつけて A 葉類として区別しておき、従つて第一報 (1952) を書いた時にも針葉樹類は後考を期して特に触れずにすましたが、後にも述べる種々の理由から *Stelopsida* (莖状花序類と訳しておく) の一員として、被子段階の穂状花序類 (*Amentiferariae*) やシダ段階のヒカゲノカズラ類 (*Lycopodiariae*)、トクサ類 (*Equisetariae*) などと並ぶものと推定していた。又屢々行なわれている見解即ちコルダイテス類 (*Cordaitariae*) とはたとえ近いことはあつても歴史の古い溝を持つものとしてコルダイテス類は針葉樹類から別にしておいた。この論文ではこの針葉樹類の位置については積極的には扱わないが、針葉樹類内の小群を論ずる際、自らその周辺の近縁群との関係に言及し、結果として位置にも触れることがあるであろう。

進化史的に重要な形質 さて針葉樹類中の分類の重点として従来論ぜられたものは毬花が花序であるか又は単なる花であるかの相違を決めることと、所謂毬果と単独の核果様の種子のなるものとを第一の区別することであつた。そうして近年殊に日本の分類学者間には科を細分した形になる分類が自然小群の把握に近いとみられ、早田先生や中井先生の分類系にはこの色彩が強かつた。

ある一つの形質で鮮やかに二分できる場合、たとえば毬果になる、毬果にならないという風の分け方がひどく便利且つ自然的に見えることがよくある。これは進化史的に成立した形質がたまたま上述のように我々の直接認識する形質として便利である場合

* 東京大学理学部植物学教室。 Botanical Institute, Faculty of Botany, University of Tokyo. Hongo, Tokyo, Japan.

にはこれは類型即類縁の二重化が成立して系統分類に値するものが得られる。しかし常にそうであるとはいえない。寧ろ逆のことが多い。そこでその非難が高まるにつれて一個の類別形質にたよらず、多数の形質の綜合に依存すべきであるとの見解が近頃多く表明されるようになつた。米国の論文にはそういう事を改めて書いたものが屢々である。確かに一進歩である。がよく考えてみるとこれは恐るべき過失を内蔵する。その上に数を扱うという点で数字の厳格と安全とに期待される一種の安心感を伴い、そのためにその過失を充分に蔽つた儘で受取つて気がつかぬということが云えるのである。即ち進化史的にみて意味のない、或は意味の浅い形質を何十個とえらんでその綜合に於て処理したところで、進化史的意義の反映に於ての確からしさは全くでてはこないのである。進化史的に意味の深い形質を数多くえらべばその時はじめてその数に応じて意味の深さは更に増すのであると考えるべきである。従つて針葉樹類の系統分類にもこの種の意味の深い形質が改めて探求され、利用されるべきであろうと思い、その見解に立つて以下少しく論じてみたい。

進化史的意義の深さという点では Florin 教授の一連の研究 (1910—51) は遂に毬花 (♀性) の根本構造を化石の方からときほごし、形態学的にも確実な見解をたてたものとして近年世界的に承認されたようである。私もこれを大すじに就ては認めたい。この見解は針葉樹の雌の毬果に於て從来記載的に種鱗 (seed scale) と呼んだものの本質に関するもので、種鱗は本来苞鱗とは全く別個のものである。苞鱗の腋に生じた短枝上には同一系列の胞子葉又は不登生の鱗状葉が多く並んでいたが、この鱗状葉が少數化し且つ種々に変形して成立したものである。この短枝はコルダイトスの雌の花序の小穂と相同なものである。石炭紀の頃にあつてはこの胞子葉或は不登性の鱗状葉は一貫した螺旋状排列をしていた。その後二疊紀及びそれ以後には先づ整理された葉序として螺旋葉序は十字対生葉序となり、しかもその背面の向苞鱗側の各員を喪失するに到つている。さらに時代が現代に向うにつれてこの胞子葉或は不登性の鱗状葉は次第に数を減じ、且つ短枝は一層短縮し、不登生の鱗状葉は苞鱗との間に癒着さえ起して遂に現在の多型な毬果を来たした。一方雄性毬果はそれに比して甚だ簡単な構造と歴史とを辿つていて余り大きな進化が石炭紀以来見られない。ところが Florin の見解である。この見解の内、コルダイトスにあつては少くとも雌性の花序に於て胞子葉と不登性の鱗状葉とが同一の螺旋葉序に載るという点は確かに素晴らしい知見である。これは最初 Schoute (1925) が明らかにしたが一般の認める処とならなかつたのを Florin が更に確認したものである。この形式の鱗状葉の在り方は私の云う E 葉類の胞子葉態 Esp と鱗片葉態 Esc であることを充分に示している。一方では二疊紀の化石、*Pseudovoltzia* の雌花をみれば十字対生葉序の短枝であることも確実とみなければならない。しかし、だからといって螺旋葉序から整理されて十字対生葉序となるという点ははたしてどうであろうか。そういう例はないことはないが、他の点等と関連して考察するとこれは恐

らくは逆であり、又逆に扱うことによつて遙かに妥当な化石属の配置、ひいては系統が判ると思われるのでそれについてものべてみたい。

近年和蘭の Pulle (1950) が発表した五つの目にわかつという分類系はそれの結果にては私の結論しようとする処と似ているところがある。実はそれで発表を控えてしまつたのであつたが、そこへ到達した過程は違うので私は私なりの見解を述べておく気になつてこの一文を草したのである。

上述の進化史的に重要とみられ、しかも従来認められないか又は軽視されていた形質として、A) 胞子段階の形質として

- 1) 発芽初期における花粉の行動
- B) 胞子体段階として
- 2) 球序展開様式の順序及び螺旋対生葉序の存在、
- 3) 穗花構造成立上の二傾向(造穂花傾向と造核果傾向)の存在、その結果としての不登性の鱗状葉(套皮など)の行動やいわゆる仮種皮といふ生態的形質の行動、
- 4) 尋常葉の古型の二叉葉と現在の二維管束葉との関係の認識の四点に重点を置き、従来知られた性質を十分顧慮しつゝ扱つて行く。

1) 花粉の発芽初期における行動とその系統的な意義

針葉樹の花粉に袋が二つついていることはもう常識であつて、ツガ属の中央子午線上にのみ襞のあるのは両側の袋の発達の悪い状態に止まるものとされていたし、マキ科とマツ科等を除けば袋を持たぬ花粉のある点も明らかにされていた。しかしこの袋のない花粉に重要な手掛りを藏していることが今迄看過されて来たのは花粉の観察が固定した材料に主として依存したことと花粉管の伸長そのものに興味が掛けられていたからであろう。1951年の春に私は別の仕事でたまたまセカイヤメスギの枝を調べる必要にせまられて、その雄花をつけた小枝を机上の花瓶に挿しておいた。まもなく熟してたくさん

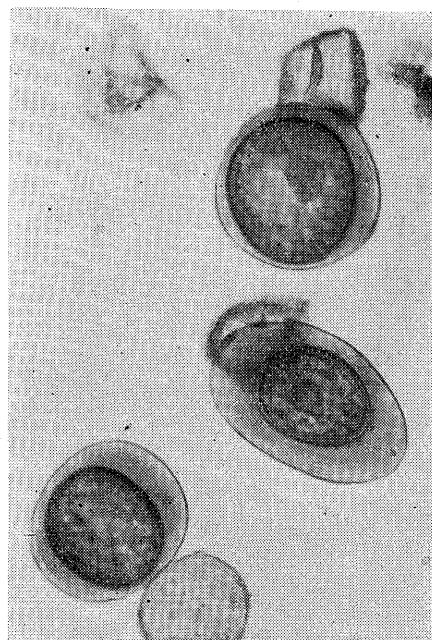


Fig. 1. イチイ (*Taxus cuspidata*) の花粉。外被は完全に削れ、内被は剥れを生じ難い花粉の例。
(竹内正幸君写真)

の花粉が散つたのに気附き、簡単に水につけて検鏡したが、何気なく覗いた視野に、破裂するか花粉管が出るかする筈の花粉が所々に潰れており一方それに混じて円くて恐ろしく透明であり厚い膜で包まれたものが散在し、場所に依つてはこの透明物が亀甲形の石垣石の様に目白押しに押し並んでいるのに面食つた。こうして針葉樹の花粉には外被が破裂し内被が膨潤するものある事を知つたのであるが、つづいて竹内正幸君(1953)がこれを多くの群に追及して新らしい知見を加えた。それに依ると次の様な型式に分けられる。

型	水に接した時の行動の特徴	実例
A	短時間で不規則に外被が直接割れる。	イチイ (<i>Taxus</i>) (Fig. 1), イヌガヤ (<i>Cephalotaxus</i>), カヤ (<i>Torreya</i>), ショウナンボク (<i>Libocedrus</i>), イブキ (<i>Juniperus</i>), コウヤマキ (<i>Sciadopitys</i>) (Fig. 2) の各属
B	花粉の小突起を通じて内部の透明層がゴム風船を膨らますように膨れ出した後に短時間で外被が割れる。	スギ (<i>Cryptomeria</i>), セカイヤマスギ (<i>Sequoia</i>), ラクウショウ (<i>Taxodium</i>) (Fig. 3) の各属
C	袋2つの中間が押し抜けられ破れて花粉管ができるが外被からは離脱しない。	マツ (<i>Pinus</i>), ヒマラヤスギ (<i>Cedrus</i>), ナギ (<i>Nageia</i>) の各属

実例はすべての科を網羅してはいないが、恐らく大過のない纏めをするならば A はイチイ科、イヌガヤ科、ヒノキ科、コウヤマキ科に見出され、B はスギ科に限られ、C はマツ科、マキ科、恐らくナショウスギ科にも見られるものと考えられるので群としてまとめておきたい。

ところでこの発芽時の行動を相互にどう関連づけたらよいであろうか。A 型が水に遭えば割れる形質と花粉管の出る形質とは同一系列の形質ではなくて複合した形質である。分析すると外被に割目が殆んど全面的に入るか、入らないかの量の相違にかかる形質と、膨潤する内被(竹内に依れば極めて薄く膨潤しても厚さは殆んど変らぬ薄膜と更に内方の著しく厚さを増す第三の膜とから成つてゐるがこゝでは両者を合して扱う。但し将来にはこれを区別して論ずる必要が生ずるであろう)がどの程度にくびれた形態を強制され得るかの程度の相違といふ別個の形質との二つの寄り合いである。こういふ眼でみると、A の大部分は外被は殆んど完全に二つに裂けてしまう形質であり、内被については殆んど括れている事を許さない程度に膜の強靱であるといふ形質とが結び合はさつてゐる(Fig. 1)。しかしコウヤマキ科一つだけは内被の点では同じであるが外被については写真の右片隅にある花粉に見られる様に、割目は浅くて、従つて残骸は多分に破裂以前の外廓の一部を保つてゐる(Fig. 2)。この点でコウヤマキ科は他の三

科と異なるものがある。

Bにおいては小突起を備える点は構造上の異常であるが、外被は結果として破裂し去り Aに於ける形質と同一程度とみてよい。しかしながら内被については一時小突起

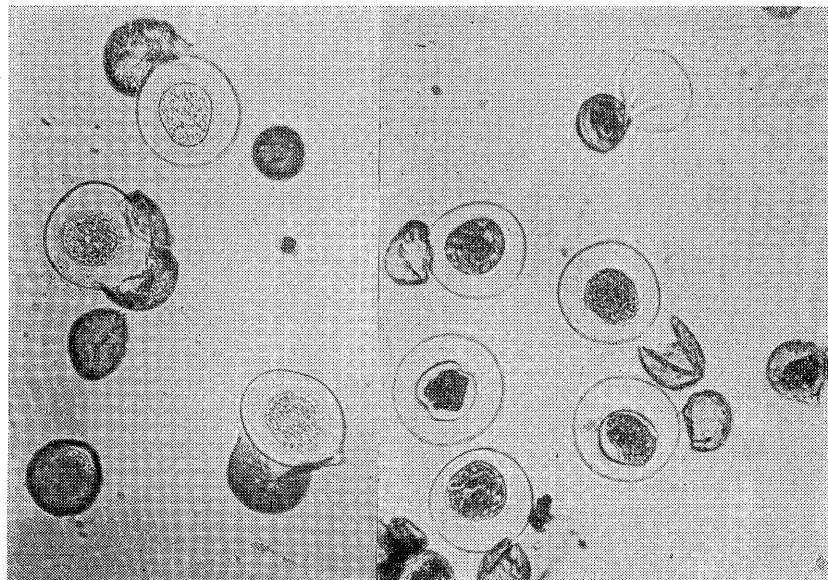


Fig. 2-3. 2 (左) コウヤマキ (*Sciadophyllum verticillata*) の花粉で外被は割れ方が浅く原型を存するが、内被は括れを許さぬ型の花粉の例。右片隅にあるのがそれをよく示す。

3 (右) ラクウショウウ (*Taxodium distichum*) の花粉であつて外被は完全に近く割れるが内被は一度括れを許す型の花粉の例である。上部に丁度風船のように括れ出たものがあり、右側のは外被の小突起をよく示している。

(共に竹内君写真)

から風船様に括れ出て来て、しかもしばらくの間は外被も割れずにいるということは相当程度に括れに耐える性質があることを示す (Fig. 3 の上部の花粉をみよ)。しかしそれに限度があつて結局外被をはじいてしまう処からみると内被は多少共花粉管的な性格を短時間且つ短距離だけ持ち得たものとして受けとつてよからう。全く動けないものと花粉管との中間段階なのである。

C では外被は一部被れる。しかし破れた儘で残りはもとの姿勢を崩さない。一方では内被は花粉管として伸びて行き、その外被からの出口においては明らかにいつまでも括れた状態を続けているから、この形質は上記の A, B のいずれに較べても格段に発達しているとみられる。

これを整理すると上記の 6 科の内でイチイ、イヌガヤ、ヒノキの 3 科は一群となつて、一方の端に位置を占めるとすれば、マツ、マキの 2 科は他方の端に位置を占めて、前者

3科とは全く異なる。スギとコウヤマキの2科はこの中間に落ち全体としては勿論イチイ等の3科群に近いが、たゞスギ科は内被に括れを許す形質が若干加つてゐる点で、またコウヤマキ科は外被に割目の浅い点で、夫々マツ等の2科群に近づきをみせている。

元來花粉は生活環の中で胞子段階を占めるものであり、最も植物的な形質の一つとして重要視される。従つて上記の形質もその意味で重要視される一応の資格はあるが、はたして系統学的にはどうであるかを次に考察したい。

高等植物に圧倒的に発達している花粉発芽という形式は、本来その内部から発芽すべき配偶体をその内部に包蔵したまゝ発芽せしめ、更にその配偶体から泳ぎ出すべき雄性配偶子をも外部環境に放出することを控えさせて、遂に雄細胞のまゝ、極端にいえば夫々一個の精子を内蔵する一個の造精器をそのまゝ液体環境の中を流してやるために（決して他動的許りとは限らない）相手方に液体環境の架橋を試みて成功したものといえるものである。この機構は何から引き起されたであろうか。子房の成立、或は胚珠の珠皮の成立はこれを通過しなければ受精に迄到達しない障壁であつて花粉管は、それを破るものであることは事実であつても、直接の原因ではなく恐らく結果であろう。原因は乾燥である。とすれば子房の成立や珠被の完成も亦花粉管の発達と同時に解決出来る。この場合破裂型の花粉はどうかといふと、これも亦乾燥を回避した形質である。即ち外被と内被とは乾燥に耐え、風に依つて胚珠に到達すれば、夜間気温が下がり露点に達した時にのみ珠孔に分泌される液に依つて密着し、且つ破裂し、やがて太陽が上つてから乾燥に依つて液は蒸散するにつれて体積を減じ、従つて珠孔内に引入れられて受精が出来る事になる。しかるに今日降雨が多く水に会う毎に花粉或は花粉管が破裂して受精をはたし得ない危険にさらされていることは、かかる形質が今日の環境に於て適したものではなく、今日或る程度の障害で済んでいるために残存していると解することができ、反対にその起原は遠い過去の乾燥期に於て成立したものと見做さざるを得ないのである。どこ迄溯れるかといふ点で、針葉樹の花粉の化石をみると石炭紀から二疊紀へかけて *Lebachia*, *Ernestioendron*, *Ullmannia* 等の明瞭な枝葉や毬果を伴うもので知られている限りでは多かれ少なかれ今のマツ科の花粉の袋に似た空所を具えたものである。屢々中央に一孔がある。これは花粉管の発芽孔であるが、構造として発芽孔があつたものとは思えない。それは発芽孔の様な、形態が整頓される方向の形質が過去にありながら、今の針葉樹の花粉一般にはそれが喪失したとは思い難いことが第一の理由であるが、さらにこれらの花粉が化石になる時の状況を考える事が必要である。化石は殆んど水に浸つて出来る。それならば成熟時に直面していた花粉は、その水中で発芽し花粉管の伸長を試みたであろうし、それに従つて外被には明瞭な開孔を生じたが、軟かい花粉管は化石とならずに分解し去つて、後に開孔だけが残つたものであろう。これが第二の理由で、この事から *Lebachia* の時代から袋のある針葉樹の花粉には大した進化がみられないことがわかり、逆にこの重要な形質についてはマツ科、マキ科、そして最

も可能性の高いのはナンヨウスギ科が *Lebachia* 等の系列に繋がるといえよう。またかゝる性質を持ち来たした乾燥期は少くとも石炭期の後期よりは前にあつたと推定されるのである。処で問題は破裂型の針葉樹の花粉はどうかというと第三紀末を除いてはこれは心細いことにみつかっていない。しかしこゝにも化石成生時を想起する必要がある。即ち化石となる為に水に浸るや否や花粉は破裂し去つて、崩れたものは検出され難いし又破裂しない様な未熟の物は溶解して化石としての形を留めなかつたに相違ない。又花粉管を充分に備えた形式は、破裂型から或は発達に依つて導き得るが、その逆に花粉管を失つて外被が破れる様になつたとは考え難い。してみると *Lebachia* の存在した頃にも同時に破裂型の針葉樹の祖先は共存していたとみなければならぬ。こういう見方で花粉を搜したら多分みつかるであろうと思う。

こゝにそれを裏書する化石がある。*Cordaites* の花部構造の化石としてよく引用されている図がある。それに依ると珠被と思われるものが両側から突出して胚珠心へ行く溝を作つてゐるが、この溝中に精円体のものが描かれている。これは明らかに花粉である。厚い層は一見厚膜とも見えるが、破裂型の花粉が外被を脱ぎ捨て、珠孔から引入られたものと解すると甚だ妥当である。この厚い膜の中央に十個近い細かい細胞様の集団があるが、これは雄性の配偶体が発達乃至は発達途中にあるものであろう。恐らくは今日のイチョウ、ソテツの様に受粉と受精とに時間的な間隔があり、その上この両者よりも雄性配偶体が大きく多細胞であつたことを示すものと思われ、*Cordaites* の基本的形質を知る上にも良い材料であるが、同時にかゝる破裂型の花粉は当時存在していた事、或はこの形式が先在であつたかとも思われるが、先にも述べた様にスギ科やコウヤマキ科の如き途中の段階が今なお存する処からみると、破裂型から花粉管型迄種々の段階の組合せで殆んど一時に成立した。又それ程に乾燥期が大きく且つ致命的であつたとみた方がよさそうである。

上述の花粉の行動に基づく見解に従えば下の如くになる。

